Природа / 2025 / 06
DOI: 10.7868/S0032874X25060039

Антропогенное происхождение современных энтомофаун

Н.Е. Вихрев

Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

Поступила в редакцию 14.04.2025
Принята к публикации 28.04.2025

Приведены таксономические, биогеографические, исторические и молекулярно-генетические аргументы в пользу того, что современные энтомофауны отдаленных островов и, в меньшей степени, недавно колонизированных континентов есть результат антропогенной инвазии, которая происходила в последние сотни, реже тысячи лет. Неантропогенные вселения были редки и происходили не чаще, чем один раз в несколько миллионов лет. Энтомологам следует исходить из вышесказанного при выдвижении таксономических гипотез. Концепция автора может быть верифицирована молекулярно-генетическими методами.

Ключевые слова: биогеография, антропогенные инвазии, биоглобализация, островные энтомофауны, Diptera, Odonata.



Никита Евгеньевич Вихрев, кандидат биологических наук, научный сотрудник Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Основная область научных интересов — систематика двукрылых насекомых.
e-mail: nikita6510@yandex.ru

В истории Земли континенты много раз сходились и расходились. Расхождение участков суши приводило к росту биоразнообразия (если континент не «уплыл», как Антарктида, на Южный полюс), а их соединение – к снижению. События второго рода можно назвать биоглобализацией. Последнее крупное объединение континентов случилось, когда Панамский перешеек соединил Северную и Южную Америки. По геологическим меркам это произошло недавно — около трех миллионов лет назад, поэтому последствия события неплохо изучены. Если говорить о млекопитающих, то вымерли в основном южноамериканские животные: многие сумчатые и неполнозубые, уникальные южноамериканские копытные. Североамериканские млекопитающие таксонов высокого ранга тогда не потеряли, в освоении южного континента североамериканцы оказались много более успешны, чем наоборот [1, 2].

Образование Панамского перешейка — событие, в котором человечество не причастно. Но мы виновны в истреблении многих видов животных; в уничтожении богатых природных ландшафтов, которые заменяются пустырями; в увеличении концентрации парниковых газов в атмосфере. И мы виноваты в антропогенной биоглобализации, которой и посвящена настоящая публикация.

В основе трофической пирамиды лежат растения, по ним рукотворную биоглобализацию трудно не заметить. Мы видим, как изменилась флора вокруг нас: всюду инвазивные кавказский борщевик, американские люпин, клен и золотарник. Кто видел, тот не забудет кошмарные ландшафты Африки: водоемы, заросшие американским водяным гиацинтом, и сушу в стройных рядах австралийских эвкалиптов. Инвазивные растения уничтожают естественные сообщества эффективнее, чем бригады лесорубов.

Ботаники знают, какие растения естественны, а какие инвазивны. Орнитологи тоже отличают аборигенов от вселенцев. Рассмотрим для примера о. Маврикий [3]. Когда-то давно на Маврикий

залетели голуби, которые превратились в нелетающих птиц размером с индюка — дронтов. Много позже на остров залетели мадагаскарские горлицы, потомки которых за время изоляции превратились в особый вид – розовый голубь; он пока смог избежать истребления. Это автохтонные виды. А майну, известную также как саранчовый скворец, туда завезли недавно. Причем наземных млекопитающих на Маврикии, как и на всех отдаленных островах, включая Новую Зеландию, никогда не было; крыс, кошек, мангустов, свиней и прочих туда завезли, к несчастью для коренных обитателей.

Итак, ботаники и зоологи позвоночных хорошо отличают автохтонные виды от инвазивных, про последних часто известны время и обстоятельства их появления. Но когда речь идет о насекомых, то подробная информация имеется лишь по немногим видам. Например, колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*), который сначала был описан как скромный листоед с пасленовых, а позднее превратился в инвазивного вредителя картофеля. Во-первых, мало кто из насекомых имеет столь же важное хозяйственное значение. Во-вторых, антропогенная биоглобализация началась явно раньше, чем серьезная энтомология. Если бы колорадский жук был описан на 100 лет позже, то было бы непросто догадаться, что родина этого голарктического насекомого — Скалистые горы. И сегодня, когда речь идет о множестве насекомых с формально голарктическим распространением, вопрос о том, является ли такой ареал результатом антропогенной трансатлантической инвазии или имеет то или иное естественное объяснение, обычно не ставится. Аналогично, при изучении островных энтомофаун редко задаются вопросом о естественном (как маврикийские голуби) или антропогенном (как маврикийские скворцы-майны) способе попадания насекомого на остров. Между тем недавняя инвазия вида на остров означает, например, что появление отличных цветовых форм вполне объяснимо генетическим дрейфом при вселении, но время изоляции совершенно недостаточно для описания таких форм в статусе новых видов.

Недавно я опубликовал статью [4], где изложил следующие выводы:

– антропогенная биоглобализация внесла гораздо больший вклад в современное распространение насекомых, чем принято считать;

– естественные миграции, особенно миграции через морские пространства, — события намного более редкие, чем принято считать.

Такой взгляд на биогеографию отличается от общепринятых представлений, поэтому я хочу поделиться своими аргументами с широким кругом читателей. Ниже я приведу несколько независимых



Рис. 1. *Pantala flavescens* (бродяжница рыжая)
Фото Basile Morin

примеров, связанных с биогеографией двух отрядов насекомых: двукрылые (Diptera) и стрекозы (Odonata), те и другие являются хорошо и активно летающими организмами. Полагаю, что при анализе ситуации с другими отрядами насекомых картина получится такая же.

Естественные залеты

Известен один вид стрекоз — бродяжница рыжая (*Pantala flavescens,* рис. 1), который способен и даже запрограммирован на перелеты, превосходя в этом отношении многих птиц, среди которых далеко не все на длинные перелеты способны и далеко не все способные к ним склонны. *P. flavescens* многочисленна в южной Азии, но распространилась по теплому поясу всего земного шара, умудрившись залететь даже на остров Пасхи. Молодые *P. flavescens* начинают разлет по всему миру; их стаи, летящие через океан из Индии в Африку, многократно наблюдались. Весной тропическая *P. flavescens* ежегодно прилетает в Японию и на юг России (в первую очередь в Приморье и на Кавказ, но не только: некоторые особи долетают до широты Подмосковья). Обычно стрекозы успевают вывести одно поколение, однако с приходом зимы они погибают, а на следующий год история повторяется [5]. *P. flavescens* – вид с модернизированным естественным отбором. Вместо традиционного истребления менее приспособленных в пользу самых успешных, вид решает проблему перенаселения по Киплингу:

...И лучших сыновей
На тяжкий труд пошлите
За тридевять морей...[1]

[1] Киплинг Дж. Р. Бремя белых. Л., Гослитиздат. 1940.

Однако *P. flavescens* — уникальный случай, у остальных стрекоз склонность к расселению так не выражена.

Среди бабочек (Lepidoptera) тоже существует знаменитый своими миграциями вид — монарх (Danaus plexippus). Ежегодно монархи совершают внутриамериканские миграции на 3–4 тыс. км. Побочным результатом такого образа жизни являются регулярные трансатлантические залеты [6].

Среди двукрылых подобные облигатные мигранты мне неизвестны; впрочем, изучены двукрылые много хуже, чем стрекозы или бабочки.

Можно сделать следующий вывод: среди насекомых имеются виды, для которых далекие заморские миграции являются нормой, но эти виды единичны.

Путешествия *Lispe pygmaea*

Род *Lispe* (Diptera, Muscidae) распространен всесветно и включает около 200 видов, все они хищники. Поймать сачком большинство представителей рода *Lispe*, которых чаще всего можно встретить бегающими по илу у кромки воды, весьма непросто. Но *Lispe pygmaea* (двукрылые насекомые, за единичными исключениями, русских названий не имеют) предпочитает сидеть на травинках по влажным лугам — ее легко поймает даже неопытный коллектор, достаточно провести сачком по траве. Некрупная муха (5 мм), распространена по всей Евразии — от Португалии до Дальнего Востока, несинантропный вид (рис. 2). Подходящие для нее луга *L. pygmaea* могла бы найти и в Северной Америке, но воспользоваться Берингийским мостом у нее бы не получилось: окрестности Чукотки и Аляски были слишком холодны для нее. В России *L. pygmaea* — обычный вид в Приморском крае и на северо-востоке Китая [7].



Рис. 2. Самка *Lispe pygmaea*. Один из экземпляров серии, которую автор статьи поймал в Олимпийском парке Пекина, хранится в коллекции Зоологического музея МГУ. Этот вид широко распространен на северо-востоке Китая

Фото Н.Е. Вихрева

А вот из Японии, чья фауна насекомых изучена по сравнению с другими странами очень хорошо, *L. pygmaea* до XXI в. известна не была, хотя, как я уже сказал, поймать ее просто. Но энтомологи — люди беспокойные. В 2014 г. два новых вида, похожих на *L. pygmaea*, были описаны из Японии. Я как раз работал тогда над мировой фауной рода, и мне пришлось разбираться с этими находками [8]. Название *L. pygmaea* японский коллега в своей статье ни разу не упомянул: он сравнивал свои «виды» с другими видами *Lispe*. Однако из описаний и фотографий [9] ясно следовало, что *L. japonica* — это *L. pygmaea*, а его *L. aureola* — она же, но не с серым, а с золотистым опылением (среди экземпляров *L. pygmaea* такие нередко встречаются). Я свел оба названия в синонимы к *L. pygmaea*. Коллеги-диптерологи с моими выводами согласились [10].

Подобные вселения видов, которые раньше не отмечались, энтомологи по умолчанию объясняют залетом крылатого насекомого: «попутным ветром занесло». В самом деле, расстояние до Японии от континентального Дальнего Востока — 400 км, от Южной Кореи и вовсе 250 км. Если посмотреть на карту, то становится ясно, что при попутном западном ветре мимо Японии никак не промахнешься. Но почему *L. pygmaea* занесло в Японию только в XXI веке? Легко предположить, при каких обстоятельствах *L. pygmaea* наконец-то «залетела» в эту страну, зная, что оба экземпляра были пойманы не где-нибудь, а в саду императорского дворца в Токио. Она не залетела, а «заплыла» вместе с какими-нибудь растениями или газоном, импортированными для императорского сада из Китая.

Но это еще не вся история расселения *L. pygmaea*. В 1981 г. была опубликована работа по Muscidae Гавайских островов [11]: было предложено считать, что, помимо самой *L. pygmaea*, там есть еще два эндемичных вида. К чести американского коллеги, он не стал скрывать, что новые «виды» очень близки

к давно известному. Отличия между видами заключались, по его мнению, в деталях строения гениталий самцов. Не буду здесь приводить таксономические аргументы, почему я с Харди не согласен, желающие могут прочесть мою статью [8]. Вполне достаточно биогеографических аргументов. Могу ли я уже не рассматривать гипотезу о том, что стая *L. pygmaea* когда-то перенеслась бурей с точностью баллистической ракеты через весь Тихий океан за 7 тыс. км на о. Оаху? Если кто-то все-таки сомневается, то добавлю, что на другие острова Гавайского архипелага, расположенные в 50–100 км от о. Оаху, *L. pygmaea* до сих пор не смогла залететь. А как тогда она попала на Оаху? Конкретные дата и обстоятельства заселения полинезийцами Гавайев спорны; общепринята гипотеза, что они приплыли около тысячи лет назад с островов нынешней Французской Полинезии [12]. Но поскольку нигде в Океании *L. pygmaea* более не встречается, то и на Гавайи ее завезли никак не полинезийцы. С начала XIX в. промышленники США начали массово выращивать на Гавайях сахарный тростник. Как уже упоминалось, в Северной Америке *L. pygmaea* тоже нет. Но оказывается, в середине XIX в. на плантации острова стали активно завозить рабочих из северного Китая, где, как мы помним, наша муха очень обычна! Тогда вся популяция о. Оаху — потомки нескольких экземпляров, приплывших около 1850 г. Прошедшие с тех пор 170 лет по любым меркам совершенно недостаточный срок для видообразования. Итак, *L. pygmaea* в Японии и на Гавайских островах — результат антропогенной инвазии.

Голарктический или «голарктический»?

С точки зрения обитателей Старого Света, Америка тоже остров — только очень большой. Точнее, почти остров, потому что 10–15 тыс. лет назад при понижении уровня Мирового океана на месте сегодняшнего Берингова пролива был Берингийский мост, соединявший Аляску с Чукоткой. Предположим, что климат Чукотки и Аляски был тогда примерно такой же, как сейчас. Тогда воспользоваться Берингийским мостом могли лишь холодостойкие виды насекомых, впрочем, среди двукрылых таких множество. Действительно, если посмотреть на фауну Diptera Северной Америки, то большая часть Канады заселена холодолюбивыми голарктическими (т.е. обитающими и в Америке, и в Азии) видами, популяции которых лишь недавно разделил Берингов пролив. А южнее Канады континент заселен уже более теплолюбивыми видами. Среди последних, однако, есть не только эндемичные, но и голарктические. Эндемичные виды и роды имеют разное происхождение, например, среди североамериканских Muscidae много выходцев из Южной Америки, перебравшихся на север по Панамскому перешейку. А вот среди «голарктических» видов южной половины Северной Америки большинство являются якобы голарктическими, а на самом деле видами, проникшими в Америку в результате антропогенной инвазии.

Недавно мы с коллегой работали над ревизией рода *Muscina* (Diptera, Muscidae) [13]. Вид *Muscina prolapsa* (рис. 3) считался трансголарктическим: он обычен и в Европе, и в Северной Америке; согласно литературным данным, отмечен в Китае. Тогда *M. prolapsa* должна быть и в Средней Азии, и в южной Сибири, предположили мы. Однако среди экземпляров коллекций Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и Зоологического института РАН не обнаружилось ни одного экземпляра *M. prolapsa*, пойманного к востоку от Каспия. Помните, в литературе для *M. prolapsa* был указан Китай? Но оказалось, что в континентальном Китае *M. prolapsa* тоже никогда не ловили (как и в Японии), а существует лишь давнее указание вида для Тайваня, которое, скорее всего, просто основано на ошибочном определении. Таким образом, «хрестоматийный» путь попадания в Америку через Берингийский мост для *M. prolapsa* был явно невозможен: мало того, что она слишком теплолюбива для Чукотки, так она еще и в Азии вовсе отсутствует. А как тогда *M. prolapsa* туда попала (диптерологи убеждены, что местом происхождения рода *Muscina* является Евразия, а не Америка)? Напрашивается простое, соответствующее презумпции Оккама предположение: в Америку *M. prolapsa* завезена из Европы людьми. Не специально, как кролики в Австралию, а совершенно незаметно.



Рис. 3. Самка *Muscina prolapsa*

Фото Tristram Brelstaff



Рис. 4. Самец *Hydrotaea ignava*

Здесь и далее фото Н.Е. Вихрева

M. prolapsa — синантропный вид; ее личинки развиваются в гниющей органике, имаго питаются ею же. Почему бы ей не приехать в Америку на кораблях европейских поселенцев? Те корабли как раз санитарией не блистали. Есть ли еще аргументы в пользу завоза, а не гипотезы «попутного ветра»? Есть. Например, этот же вид освоил и все острова Макаронезии по дороге из Европы: Канары, Мадейру и даже Азоры (1500 км от Португалии) [10] — туда тоже ветром? Кстати, тут обращают на себя внимание двойные стандарты, которыми энтомологи пользуются, сами того не замечая. Берингов пролив, имеющий ширину 90 км, насекомые преодолеть не могут, а залететь на гораздо более удаленный маленький остров почему-то могут! Первое в подавляющем большинстве случаев справедливо, а со вторым я совершенно не согласен.

Есть и другой аргумент. Недавно мы с американским коллегой опубликовали работу по семейству мух Sciomyzidae [14]. Sciomyzidae не синантропы; их личинки — паразиты моллюсков; Sciomyzidae любят прохладный климат. Для них Берингийский мост — это естественный путь в Америку или из Америки, а корабли поселенцев им совершенно неинтересны. Мы сравнили последовательности митохондриального гена цитохромоксидазы (далее *COI*) северных видов Sciomyzidae, т.е. именно тех, кто должен был гулять по Берингийскому мосту. Мы хотели посмотреть, сколько отличий накопилось за 10–15 тыс. лет в гене *COI* у экземпляров одного вида, пойманных в Евразии или в Америке. Получился результат: *COI*-последовательности палеарктических и американских экземпляров накопили около 1% отличий, т.е. на изученный участок гена *COI* в 658 оснований пришлось у разных видов от пяти до восьми замен. А теперь сравним ту же *COI*-последовательность экземпляров *M. prolapsa*, пойманных в Европе или Америке (для убедительности прибавим еще один теплолюбивый синантропный вид Muscidae — *Hydrotaea ignava* (рис. 4), который тоже хорошо себя чувствует на всех островах Макаронезии, как и на самом американском континенте). Результат: замен в *COI*-последовательности — ноль! Кто хочет проверить, может сам убедиться: https://bench.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=523.

Получается, что когда 150 лет назад в Америке появились первые энтомологи, изучавшие местную фауну двукрылых, то множество европейских мух уже давно и вольготно расселились по просторам американского континента. И энтомологи молчаливо приняли предположение, что эти виды всегда тут жили. А перед нами инвазивные виды, точно такие же, как клен, люпин и золотарник, только флора заехала от них к нам, а фауна — от нас к ним!

Что мы знаем о видообразовании?

Перенесемся на острова Фиджи, которые расположены в 2500–3000 км к востоку от Зондских островов и Австралии (Южная Америка — в 11000 км). Изолированное место, не правда ли? Геология Фиджи изучена плохо; предполагают, что острова появились и стали пригодны для жизни (активный вулканизм закончился) от 10 до 40 млн лет назад, на ход рассуждений это особо не повлияет. Полинезийцы проникли на Фиджи около 3500 лет назад [13]. Европейцы начали селиться на Фиджи 200 лет назад, они стали выращивать на островах хлопок и прочие культуры. Вскоре (150 лет назад) на плантации завезли рабочих из разных регионов Индии. Рабочих завезли достаточно, чтобы фиджийский хинди стал в итоге одним из государственных языков архипелага.

Я работаю над ревизией рода *Neomyia* (Diptera, Muscidae). Это бутылочно-зеленые мухи (рис. 5), чьи имаго кормятся *на*, а личинки развиваются *в* коровьем навозе (буйволы тоже подходят, остальные копытные — гораздо менее).

Итальянский диптеролог М. Бецци [15] описал два вида *Neomyia* с Фиджи; первоописания подробные, в недавней работе по фауне Muscidae Фиджи [16] даны дополнительные таксономические комментарии по этим видам. Фиджийские *Neomyia* отличаются друг от друга главным образом окраской, их таксономические связи с другими видами рода остаются пока непонятными.

Автор статьи не располагает экземплярами насекомых с Фиджи, возможности изучить европейские коллекции тоже нет. Следует ли смириться с невозможностью как-то прояснить ситуацию? Думаю, что биогеографические и исторические фак-





Рис. 5. *Neomyia lauta*: *а* – самка; *б* – самец

ты могут помочь. Коль скоро *Neomyia* – муха коровьего навоза, на островах она появилась вместе с людьми, ведь именно люди завезли на о. Фиджи млекопитающих. Иначе, даже если бы ее когда-то занесло ветром на этот архипелаг, что бы она там делала? Считается, что в своих пирогах для дальних плаваний полинезийцы везли кур, собак и свиней (до о. Пасхи смогли доплыть только куры). Маловероятно, что этот зоопарк мог удовлетворить *Neomyia*, и есть косвенные свидетельства, что этих мух завезли не полинезийцы. Между Фиджи и Австралазией расположен архипелаг Вануату (он же Новые Гебриды на рис. 6), его заселили лет на пятьсот раньше Фиджи, и миновать его в своих странствиях полинезийцы не могли. Фауна Muscidae Вануату изучена и опубликована [17]: *Neomya* там отсутствует (а не заметить ее трудно). Таким образом, фиджийская *Neomyia* не живет на вануатских свиньях, а живет исключительно на фиджийских коровах, которых завезли на о. Фиджи европейцы только 150–200 лет назад, вероятно, что и *Neomyia* не раньше. Если время я установил верно, то возникает вопрос: уважаемые коллеги, вы всерьез предполагаете, что 150 лет с момента инвазии достаточно для появления на Фиджи двух хороших видов рода *Neomyia*? У растений бывают случаи «мгновенного видообразования»: вырос тетраплоидный банан — и сразу возникла репродуктивная изоляция с диплоидным предком. Однако у насекомых такие случаи пока неизвестны.

А сколько вообще нужно времени/поколений для видообразования? Увы, мы мало что знаем об этом. Единственный вид, эволюционная история которого неплохо изучена, — *Homo sapiens*. Ветви *Homo* (человек) и *Pan* (шимпанзе) разделились 6 млн лет назад. Шимпанзе остались более или менее шимпанзе; 2–4 млн лет назад они разделились на собственно шимпанзе (к востоку от р. Конго) и бонобо (к западу от нее) — два хороших, но весьма похожих вида.

Род *Homo* внешне и внутренне изменился радикально. На шимпанзе мы не похожи, хоть и очень близки генетически, — это результат быстрой эволюции при сильном направленном отборе. Сапиенсы и неандертальцы расстались на 600 тыс. лет (30–40 тыс. поколений); когда же вновь встретились, имела место частичная репродуктивная изоляция: скрещивания были возможны и действительно происходили, но жизнеспособность гибридов была пониженной.

Про остальных животных мы мало что знаем наверняка. Вспомним, что популяции мух одного вида на Чукотке и Аляске за 10–15 тыс. лет существования Берингова пролива накопили 1% отличий в *COI*-гене. Считается, что для репродуктивной изоляции и, следовательно, для видового статуса двух популяций требуется более 3% замен в этом гене, хотя и эта граница обоснована весьма произвольно. Есть основания полагать, что у малочисленных и редко размножающихся животных (слоны) видообразование идет быстрее, чем у многочисленных, представленных мелкими и часто размножающимися особями (мыши). Таким образом, генетический дрейф (случайные флуктуации частоты генов) — более эффективный катализатор видообразования, чем даже отбор (целенаправленно меняющий частоты генов). В этом смысле насекомые явно соответствуют не слонам, а мышам — точнее, мышам в квадрате. Однако если говорить об островных популяциях, то у них и генетический дрейф сильно выражен: первое бутылочное горлышко — при вселении, следующие — при каждом циклоне, засухе и прочих напастях.

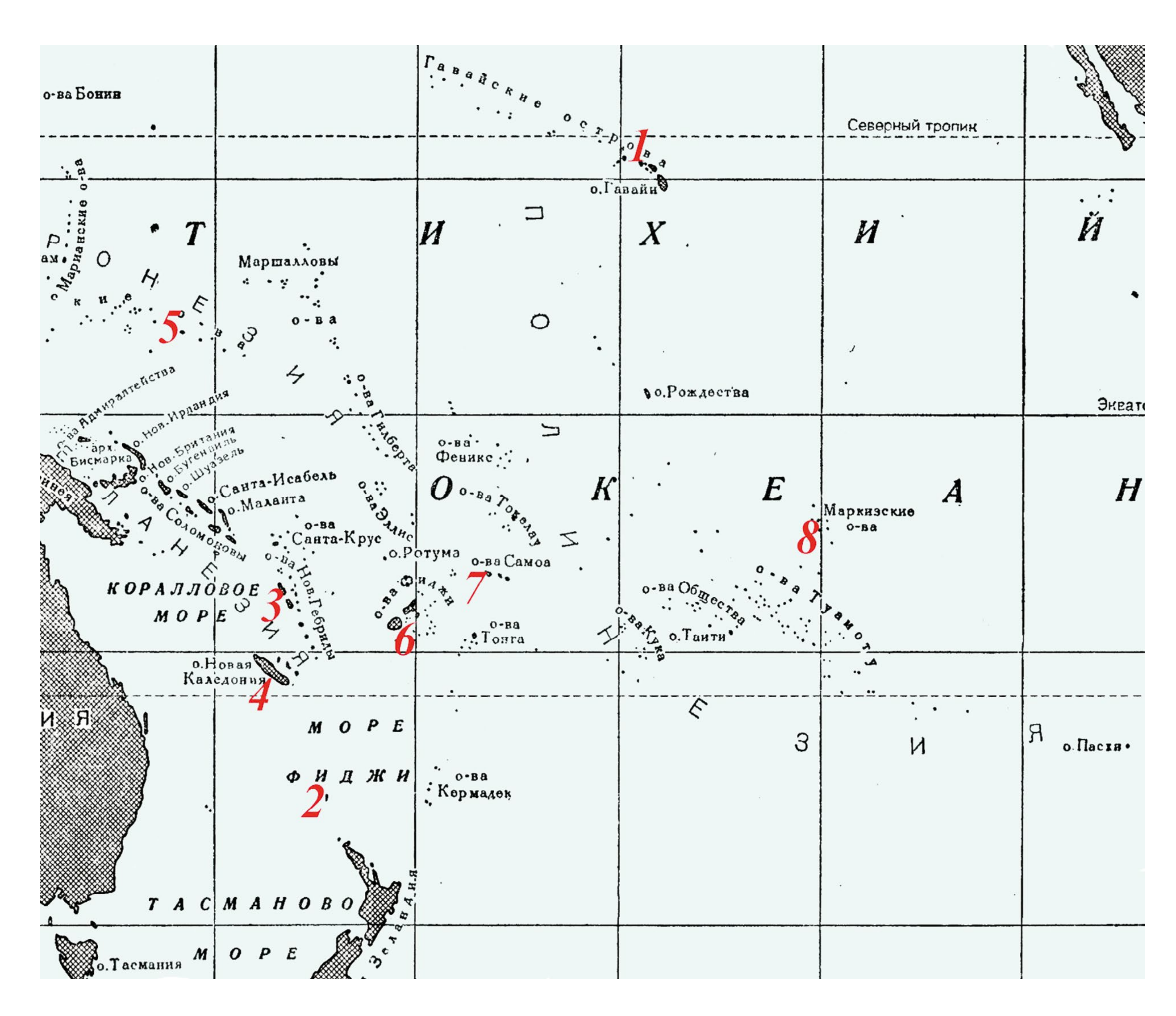


Рис. 6. Карта Океании. Обозначения: *1* — о. Оаху; *2* — о. Норфолк; *3* — о-ва Вануату (Новые Гебриды); *4* — о. Новая Каледония; *5* — о. Понпеи; *6* — о-ва Фиджи; *7* — о-ва Самоа; *8* — Маркизские о-ва

Недавно, работая над ревизией группы видов *Phaonia* (Muscidae), мы столкнулись с ситуацией, которую объяснили как раз генетическим дрейфом [18]. На Дальнем Востоке России виды этой группы хорошо отличимы друг от друга по морфологическим признакам, но на о. Кунашир все рушится, границу между видами провести невозможно. Впрочем, и в этом случае мы ничего не можем сказать о наличии или отсутствии репродуктивной изоляции между континентальной и островной популяциями.

Мои рассуждения основаны на сегодняшних представлениях об истории Океании и о механизмах видообразования. Эти представления (особенно по видообразованию) могут оказаться не вполне верными, но других на сегодня нет. Но разве можно обсуждать фауну и флору Фиджи, хотя бы не обсудив возможность того, что вся фауна Muscidae (Diptera) есть результат интродукции если не в последние 300, то в последние 3000 лет?!

Освещенность и биоразнообразие

Можно посмотреть на проблему и еще с одной стороны. В книге «Биогеография островов» [19] авторы подробно обсуждают зависимость видового разнообразия удаленных островов от степени их удаленности от Большой земли. Понятно, что, исходя из доминирующей концепции иммиграции в силу естественных причин, чем дальше находится остров, тем меньше там при прочих равных должно быть биоразнообразие. В самом деле, количество имми-

граций должно бы зависеть от расстояния примерно так же, как освещенность от расстояния до источника света, т.е. при увеличении расстояния в n раз падать в n^2 раз. Например, упомянутый выше архипелаг Вануату примерно вдвое ближе к Австралазии, чем архипелаг Фиджи, следовательно, естественная иммиграция на Фиджи должна случаться в четыре раза реже. Однако такой зависимости по большинству таксономических групп не наблюдается: фауны Muscidae о-вов Фиджи и о-вов Вануату представлены примерно одинаковым количеством видов. Авторы книги предлагают учитывать дополнительные параметры и допущения для объяснения наблюдаемых фактов. Это напоминает мне античные усилия по спасению геоцентрической системы мира с помощью эпициклов и прочих хитроумных идей. Между тем достаточно предположить, что (почти) все Muscidae попали на архипелаги Фиджи и Вануату в результате недавней антропогенной инвазии, и никаких других объяснений не потребуется.

Стрекозы островов Фиджи

Вернемся к стрекозам. Все они являются хорошо и активно летающими насекомыми, многие виды склонны к локальным миграциям. В отличие от двукрылых среди них нет синантропов; некоторые виды спокойно переносят соседство с людьми и загрязнение водоемов, другие успешно используют рисовые поля или вырытые людьми пруды, но не более. Стрекозы отличаются от двукрылых и тем, что не имеют покоящейся стадии — куколки. Давайте вместе рассмотрим биогеографию этого очень непохожего на мух отряда.

Биогеография островных фаун, кажется, та область, где логические выводы легче даются людям, смотрящим на проблему несколько со стороны. Приведем ссылку на список стрекоз опять-таки Фиджи: http://hbs.bishopmuseum.org/fiji/pdf/tr38(15).pdf. Мировая фауна Odonata по видам раз в 30 меньше, чем фауна двукрылых, поэтому систематика стрекоз изучена намного лучше и определениям видов стрекоз можно доверять с много большим основанием. Структура списка стрекоз Фиджи такова:

– вездесущая *P. flavescens*, которую я обсуждал выше;

– 20 видов эндемичных равнокрылых стрекоз, относящихся к двум эндемичным родам *Nesobasis* и *Melanesobasis*;

– 20 видов стрекоз из разных семейств, неотличимых от их материнских популяций в южной Азии, среди которых присутствуют как хорошо летающие, так и мелкие, явно неспособные к длинным перелетам. Как можно объяснить этот список?

Предположим, что стрекозы иногда заносятся на о-ва Фиджи с попутным ветром или залетают туда активно. Тогда мы наблюдали бы следующую картину:

– *P. flavescens* залетала и залетает, от основной популяции островные экземпляры неотличимы;

– 20 млн лет назад (возьмем среднюю цифру) на о-ва Фиджи залетели предки родов *Melanesobasis* и *Nesobasis*, сильно изменились и дали адаптивную радиацию в 20 видов;

– между 20 млн лет назад и нынешним временем на о-ва Фиджи залетели остальные 20 видов.

Но почему эти последние 20 видов неотличимы от представителей тех же видов на Зондских островах и в южной Азии? Если бы гипотетическая модель была верной, то были бы виды, накопившие больше или меньше отличий за период между 20 млн лет и настоящим временем. Таких отличий мы не видим! Тогда приходится выдвинуть другую гипотезу: все 20 видов, которые неотличимы от азиатских родственников, появились на Фиджи одинаково недавно. Когда? Острова Фиджи находятся посреди «термостата» Тихого океана, зима от лета и день от ночи отличаются очень слабо, а ледниковые периоды, наползавшие на Европу, не были заметны. Какая разница на Фиджи между тремя миллионами и тремя тысячами лет назад? Никакой, кроме одной: 3000–300 лет назад началась колонизация островов и туда поплыли корабли. А на кораблях — стрекозы, которые присели на поручни половить добычу и не заметили, как отплыли от берега, а потом уж поздно было.

Частота естественных залетов

Работающий в Новой Зеландии болгарский одонатолог М. Маринов опубликовал статью по биогеографии стрекоз Океании [20]. Обзор большой, 58 страниц: автор педантично собрал всю информацию по теме; там много как давно устаревшего, так и весьма интересного. Например, про о. Норфолк, который принадлежит Австралии, но географически (расстояние — 750 км) ближе к Новой Зеландии. Квалифицированные наблюдения за Odonata Норфолка ведутся уже 100 лет. За это время к фауне стрекоз прибавилось немало видов, причем таких, которых, будь они там раньше, трудно было бы не заметить. Согласитесь, эти наблюдения подтверждают мое предположение о массовой антропогенной биоглобализации последних сотен лет.

Значительная часть работы Маринова посвящена уровню островного эндемизма, который, по мнению автора, особенно высок для видовых так-

сонов. Выше я обсуждал, что генетическое бутылочное горлышко при вселении часто сразу дает некоторые морфологические отличия островной популяции от материнской. При этом репродуктивная изоляция труднодоказуема, а генетический анализ никто пока не делал.

Давайте посмотрим на эндемичные таксоны родового уровня. Про них нет сомнений, что они являются результатом длительной репродуктивной изоляции на том или ином удаленном архипелаге. Маринов [20] собрал и привел в своей работе нужную информацию. Я исключил из рассмотрения Соломоновы о-ва, которые близки к Новой Гвинее и богаты биоразнообразием, и Новую Зеландию, которая была частью восточного куска расколовшейся Гондваны, и там все непросто интерпретировать. Я взял только явно молодые и сильно изолированные острова (рис. 6). Получилась такая картина:

– о-ва Вануату (700 км от Соломоновых о-вов) – *Vanuatubasis*, эндемичный род из семейства Coenagrionidae;

– о. Новая Каледония (1300 км от Австралии) — четыре рода: *Caledargiolestes*; *Caledopteryx*; *Eoargiolestes* и *Trineuragrion*; все из семейства Argiolestidae;

– о. Понпеи (1400 км от Новой Гвинеи) – род *Pacificothemis*, Libellulidae;

– о-ва Фиджи (1750 км от Соломоновых о-вов) – два рода: *Melanesobasis* и *Nesobasis*, Coenagrionidae;

– о-ва Самоа (2700 км от Соломоновых о-вов) – два рода: *Amorphostigma* и *Pacificagrion*, Coenagrionidae;

– Маркизские о-ва (6300 км от Соломоновых о-вов): *Hivaagrion*, Coenagrionidae.

Трудно же предположить, что существует закон природы, согласно которому на Новую Каледонию всегда залетают только стрекозы из экзотического Австрало-Новогвинейского семейства Argiolestidae, а на о-ва Фиджи и Самоа – только представители семейства Coenagrionidae? Предлагаю гораздо более экономичное объяснение: когда-то произошел один единственный залет стрекоз из семейства Argiolestidae на Новую Каледонию; впоследствии одонатологи разделили потомков этого залета на четыре рода (может, справедливо, а может, нет), но, по сути, это одна-единственная таксономическая клада. Тогда и на Фиджи и Самоа было всего по одному залету, на этот раз из семейства Coenagrionidae; потомков разделили на два рода, но это потомки, опять-таки, одного-единственного вселения, они представляют одну кладу, а на сколько родов их делить – вопрос вторичный.

Если мои рассуждения верны, то 20 млн лет следует разделить на 6–7 давних вселений, что дает нам приблизительную вероятность для стрекоз в один залет на отдаленные острова за 2–3 млн лет. Тогда остальные десятки видов стрекоз островов Океании есть результат антропогенной инвазии, которая случилась за последние 3000 лет. Если логику, примененную выше к стрекозам, применить к двукрылым, то окажется, что на всех островах Океании (исключая Новую Зеландию) в семействе Muscidae нет вообще ни одного эндемичного рода. Энтомологи (и одонатологи, и диптерологи, и все остальные) часто описывают островные формы как новые виды, а следовало бы ограничиться статусом подвида, пока не доказано иное.

Заключение

В случае, когда речь идет о насекомых вообще и о двукрылых (Diptera) в частности, гипотезы «заноса ветрами» или «активного перелета» видов даже на не очень далекие (тем более на далекие) заморские территории следует рассматривать как крайне маловероятные. Такие события иногда случаются, но очень редко — один раз за миллионы лет. Вместо этого в качестве первоочередной гипотезы следует рассматривать антропогенную инвазию видов в течение последних сотен лет. Для синантропных двукрылых завоз объясняет почти 100% фактов, для несинантропных – как минимум большую часть фаун удаленных островов. Недавняя антропогенная инвазия является первоочередной гипотезой и для объяснения появления синантропных видов в Северной и Южной Америке, причем под синантропными видами следует понимать не только те, которые связаны с человеческим жильем и сопровождающей жилье органикой, но и связанные с растениеводством, и особенно с животноводством.

Высказывать предположения о сроках завоза следует с учетом исторических событий. Например, корабли первопоселенцев, которые напоминали Ноев ковчег (неважно, кто на них плыл: полинезийцы, европейские колонисты Америки или азиатские рабочие), выглядят намного более подходящими кандидатами, чем современные корабли, соответствующие высоким санитарным стандартам.

Эти вероятные даты следует учитывать при выдвижении таксономических гипотез. Так, двухсот лет присутствия популяции на заморской территории в подавляющем большинстве случаев совершенно недостаточно для возникновения репродуктивной изоляции завезенной популяции от материнской. Тем более такой срок недостаточен,

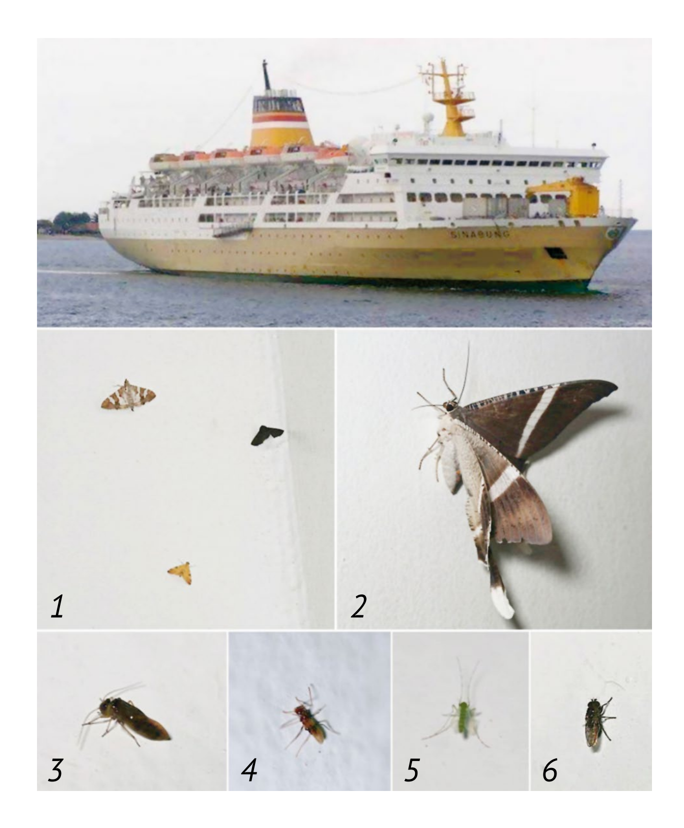


Рис. 7. Пассажирское судно «Синабунг» и залетевшие на него насекомые: *1* – скопление бабочек; *2* – бабочка *Lyssa zampa* (Uraniidae); *3* – сеноед (Psocoptera); *4* – крылатый муравей; *5* – комар (Chironomidae, звонцы); *6* – муха (Ephydridae, береговушки)

Коллаж Н.Е. Вихрева

чтобы островная популяция успела разделиться на несколько видов внутри себя.

Если бы на планете остался хоть один остров, который люди не посещали, то можно было бы проверить выводы данной публикации прямо. Но таких островов не осталось. Однако вполне можно и нужно подтвердить или опровергнуть мои убеждения косвенно.

Во-первых, следует подключить молекулярную генетику: сопоставить геномы особей с островов и Большой земли, для начала просто сравнив последовательности гена митохондриальной цитохромоксидазы, как описано тут в разделе, касающемся видов синантропных двукрылых из Европы и Америки. По гену *COI* собрана огромная база сиквенсов, которые можно получить в открытом доступе, например на сайте BOLD. Однако имеется проблема. На сегодня во всей базе BOLD мне не удалось найти ни единого *COI*-сиквенса представителя семейства Muscidae ни с одного острова Меланезии или Макаронезии. Если кто-нибудь посетит какой-либо из таких островов, соберет там насекомых, определит их и сделает *COI*-сиквенсы, то многое сразу прояснится. Ген *COI* не всегда оказывается эффективным инструментом, но задача точно имеет решение: суперконсервативные гены позволили установить первое ветвление жизни – разделение на клады бактерий и архей; супервариабельные гены позволяют установить отцовство; следовательно, любые ветвления и их сроки от 4 млрд лет назад и по настоящее время могут быть надежно установлены и приблизительно датированы, вопрос только в затратах сил и средств.

Во-вторых, наблюдения тоже нужны. Я попросил о них Романа Фархутдинова (Россия, Уфа), который в декабре 2024 г. плыл на пассажирском корабле «Синабунг» (KM Sinabung) по маршруту между индонезийскими городами Сурабая и Джаяпура. Урбанизированные порты Индонезии непривлекательны для насекомых; современный пассажирский корабль, который еще и прошел в Сурабае санитарную обработку, тоже. Первое время Роман думал, что никто и не прилетит. Однако в более мелких портах и на ночных остановках мигранты появились. Зафиксированы десятки видов и сотни экземпляров бабочек, скопления крылатых муравьев, двукрылые, даже сеноеды (рис. 7). Судьбу мелких насекомых проследить непросто, но некоторые бабочки благополучно доплыли до Джаяпуры, преодолев 1000–2000 км.

Литература/References

1. *Marshall L.G.* Land mammals and the Great American Interchange. American Scientist. 1988; 76(4): 380–388.
2. *Макдугалл Дж.Д.* Краткая история планеты Земля. Горы, животные, огонь и лед. Амфора, 2008. [*Macdougall J.D.* A short history of planet Earth: Mountains, mammals, fire, and ice. Trade Paper Press, 1998.]
3. *Lepage D.* Mauritius / Avibase — Bird Checklists of the World. 2025. https://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=MU
4. *Vikhrev N.E.* Anthropogenic origin of island entomofaunas: A case study of Diptera and Odonata. Acta Biologica Sibirica. 2025; 11: 385–400.

5. *Онишко В.В., Костерин О.Э.* Стрекозы России: Иллюстрированный атлас-определитель. М., 2021. [*Onishko V.V., Kosterin O.E.* Dragonflies of Russia. Illustrated Photo Guide. Moscow, 2021. (in Russ.).]
6. *Zhan S., Zhang W., Niitepold K. et al.* The genetics of monarch butterfly migration and warning colouration. Nature. 2014; 514(7522), 317–321.
7. *Vikhrev N.E. Lispe* (Diptera, Muscidae) of the Palaearctic region. Amurian Zoological Journal. 2020; 12(2): 158–188.
8. *Vikhrev N.E.* Taxonomic notes on *Lispe* (Diptera, Muscidae), part 13. Amurian zoological journal. 2016; 8(3): 171–185.
9. *Shinonaga S.* Two new *Lispe* Latreille from Japan (Diptera: Muscidae). Japanese Journal of Systematic Entomology. 2014; 20(1): 43–44.
10. *Pont A.C.* World Muscidae Catalogue. 2024. Manuscript, last updated: 07.2024.
11. *Hardy D.E.* Diptera: Cyclorrhapha IV, series Schizophora, section Calyptratae. Insects of Hawaii. 1981; 14: 1–491.
12. *Irwin G.* The Prehistoric exploration and colonisation of the Pacific. Cambridge University Press, 1992.
13. *Vikhrev N.E., Esin M.N.* Notes on Palaearctic *Muscina* (Diptera, Muscidae). Amurian Zoological Journal. 2023; 15(1): 31–41.
14. *Vikhrev N.E., Murphy W.L.* Notes on the taxonomy of species of Sciomyzini with a predominantly setulose anepisternum (Diptera, Sciomyzidae). Amurian Zoological Journal. 2022; 14(2): 281–298.
15. *Bezzi M.* Diptera Brachycera and Athericera of the Fiji Islands, based on material in the British Museum (Natural History). London, 1928.
16. *Pont A.C., Couri M.S.* The Muscidae (Diptera) of the Fiji Islands. Bishop Museum Bulletin in Entomology. 2021; 15: 1–89.
17. *Couri M.S., Pont A.C., Daugeron C.* The Muscidae (Diptera) of Vanuatu. Zootaxa. 2010; 2556(1): 1–39.
18. *Vikhrev N.E., Erofeeva E.A. Phaonia latipalpis* species group (Diptera, Muscidae): Review of fauna of Russia and short notes on faunas of adjacent territories. Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve. 2023; 32: 159–180.
19. *Whittaker R.J., Fernandez-Palacios J.M.* Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation. 2nd ed. Oxford University Press, 2007.
20. *Marinov M.* The seven “oddities” of Pacific Odonata biogeography. Journal of the International Dragonfly Fund. 2015; 11: 1–58.

Anthropogenic origin of modern entomofaunas

N.E. Vikhrev

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

Several examples of modern entomofaunas (particularly orders Diptera and Odonata) of remote islands, and to a lesser degree, recently colonized continents were considered. The author presents taxonomic, biogeographical and molecular genetic arguments to support the idea that the modern composition of these entomofaunas can be effectively explained by the anthropogenic invasion that has occurred within the last 3000 years. The author estimates that rare undoubted cases of natural colonization do occur on islands once every one to three million years. It is assumed that pre-anthropogenic entomofaunas were poorer, but much more endemic. If so, entomologists should consider this when proposing taxonomic hypotheses. Molecular genetic methods can verify the author’s conceptual idea.

Keywords: biogeography, anthropogenic invasions, biological globalization, island entomofaunas, Diptera, Odonata.